Anales Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool., 59(1): 99-112, 30-IX-1989

HABITAT Y DISTRIBUCION DEL GENERO *ORYZOMYS* (RODENTIA: CRICETIDAE)

VICTOR SÁNCHEZ-CORDERO* y
RAÚL VALADEZ A.**

RESUMEN

La distribución del género *Oryzomys* comprende gran parte del Continente Americano, incluyendo ocho especies en Norteamérica, 11 especies en Centroamérica y más de 40 especies en Suramérica. No obstante su extensa distribución, la mayoría de las especies se distribuye en los hábitats húmedos como selvas y bosques tropicales o hábitats cercanos a lagos, ríos, etc. Pocas especies suramericanas se distribuyen en ambientes secos; sin embargo, éstas se mantienen seleccionando los "microhábitats" que conservan la humedad aún en estos ambientes, o bien, son comensales en terrenos agrícolas de estas regiones. Se sugiere que la dependencia fisiológica al agua, así como la competencia con otras especies de roedores son los factores más importantes que han influído en la distribución de este género.

Palabras Clave: Habitat, ecofisiología, zoogeografía, *Oryzomys*, Continente Americano.

ABSTRACT

The distribution of the genus *Oryzomys* comprises most of the American Continent, including eight North American, 11 Central American and more than 40 South American species. In spite of its wide distribution, most *Oryzomys* species occur in humid habitats, like tropical rainforests or habitats associated with lakes, rivers, etc. Only a few South American species occur in dry environments; however, these species persist under such conditions by selecting "microhabitats" that conserve humidity, or are commensals of agricultural fields in these regions. It is suggested that water dependency among species, and perhaps competition with other rodent species, are the most important factors that have influenced the distribution of the genus.

Key Words: Habitat, ecophysiology, zoogeography, *Orzomys,* American Continent.

INTRODUCCION

Oryzomys, la rata de los arrozales, es un género que incluye más de 50 especies y cuya distribución comprende gran parte del Continente Americano. Se distribuye desde el este de Estados Unidos de Norteamérica y la costa sur de Sonora, México

* Instituto de Biología, UNAM. Departamento de Zoología, Laboratorio de Maztozoogía. Apartado Postal 70-153 C.P. 04510 México, D. F., México.

(Hall, 1981), hasta los bosques caducifolios chilenos (Glanz, 1981) y llanos de la Patagonia en Argentina (Pearson y Pearson, 1981; Honacki *et. al.*, 1982). Asimismo, se le localiza en varias islas en Florida, E.U.A.; Islas Marías y Cozumel, México; Jamaica; Isla de San Vicente (Hall, 1981), Trinidad (Honacki *et. al.*, 1982) y las Islas Galápagos (O'Connell, 1981; Honacki *et. al.*, 1982). No obstante su amplia distribución y relativa abundancia, se tiene poca información con respecto a su ecología, zoogeografía y evolución.

Recientemente, se han efectuado trabajos en algunas especies sobre aspectos ecológicos y ecofisiológicos (Grzimek, 1972; Benson and Gehlback, 1979; Smith, 1979, 1980; Clark, 1980; Alho, 1981; Mares, 1985; Mares *et. al.*, 1985). Estos trabajos sugieren que estas especies dependen fisiológicamente del agua, y están asociadas a los habitats húmedos. ¿Qué tan generalizada es esta dependencia al agua en otras especies y cómo puede afectar esto la distribución del género *Oryzomys* en el Continente Americano? Indiscutiblemente, investigaciones que aporten datos para responder esta pregunta, contribuirán al entendimiento de la zoogeografía de este importante grupo de roedores.

El objetivo de este trabajo es relacionar la presencia de especies en los diferentes habitats, incluídos dentro del área de distribución del género *Oryzomys*, y determinar que tan generalizada es la asociación a habitats húmedos.

METODOS

La presencia de las especies en los diferentes tipos de habitats se obtuvo sobreponiendo las localidades de colecta con los mapas de vegetación correspondientes para Norteamérica (Rzedowski, 1982), Centroamérica (Holdridge, 1967) y Suramérica (Weber, 1969; Cerqueira, 1981). Estas clasificaciones representan, de una manera general, los habitats que ocurren en Norte, Centro y Suramérica, dentro del área de distribución de *Oryzomys*. Es importante mencionar que en algunos trabajos no se especifica el habitat de acuerdo con esta clasificación. En estos casos, las características florísticas y fisiográficas mencionadas fueron tomadas como base para incluirlos dentro de las clasificaciones referidas en este trabajo. Por otra parte, en algunas especies —en particular las que se distribuyen en amplias áreas geográficas- el número de habitats considerado puede estar poco representado ya que no se conocen con precisión todos los habitats incluídos en el área de distribución. Sin embargo, consideramos el presente análisis como un avance que representa, de una manera general, las características ecológicas del género.

RESULTADOS

El área de distribución del género *Oryzomys* incluye prácticamente a toda Suramérica, a excepción de la Tierra del Fuego, la región más sureña. Algunas especies existen en las Antillas, y sólo una especie se encuentra en las Islas Galápagos. Al norte, su distribución comprende Centroamérica y la región neotropical de México. La distribución se continúa exclusivamente al noreste de los E.U.A., hasta llegar ca-

si a los Grandes Lagos. Es notorio observar que ninguna especie ocurre en la Mesa Central de México, ni en las regiones semiárias y áridas al oeste de los E.U.A. (Fig. 1).

El apéndice I muestra una lista de especies del género *Oryzomys* y el tipo de habitat en que se presentan. Se identificaron 21 tipos generales de habitats para 53 especies que cubren el área de distribución del género en el Continente Americano. De un total de 53 especies, solamente 16 especies (34%) ocurren en cuatro o más tipos de habitats, en tanto 27 especies (51%) se han observado en un sólo tipo de habitat o cerca a cuerpos de agua, y pertenecen a especies suramericanas. La figura 2 muestra la frecuencia de ocurrencia de las especies de *Oryzomys* en los diferentes habitats. Las selvas tropicales son los habitats que contienen el 53% de las especies del género. Otros tipos de bosques tropicales húmedos son ocupados por un 33% de las especies, y el 40% de las especies se distribuye en habitats asociados a cuerpos importantes de agua (lagos, ríos, etc., o habitats inundados temporalmente). El 17% de las especies ocupa habitats que se caracterizan por presentar una marcada estacionalidad en el patrón de precipitación y una época de sequía relativamente prolongada. Sólo el 8% de las especies del género se distribuyen en áreas semidesérticas o desérticas, en tanto que cinco especies del género ocupan habitats únicos.

De los tipos generales de habitats enlistados, solamente la tundra, la taiga y la pradera no estuvieron represetados por ninguna especie. Asimismo, no se encontró ningún registro de especie en las partes altas de las montañas que representan, de alguna manera, ambientes similares a los dos primeros mencionados anteriormente.

DISCUSION

La ocurrencia en los habitats húmedos o cercana a cuerpos de agua es notoria en la mayoría de las especies del género *Oryzomys*. Más de la mitad de las especies enlistadas se distribuyen en selvas o bosques tropicales o subtropicales húmedos, o bien, se encuentran cerca a cuerpos de agua. Esto indica que a pesar de la extensa distribución del género en el Continente Americano, la mayoría de las especies conocidas se restringen a la región neotropical húmeda del continente.

En los E.U.A., se distribuye sólo una especie del género, *Oryzomys palustris* (Hall, 1981). Su distribución comprende los bosques tropicales y templados asociada a cuerpos de agua, como el Mississippi o sus afluentes (Hall, 1981) y en las áreas pantanosas de la Florida (Smith, 1979). Asimismo, se encuentra comúnmente en zonas agrícolas o alteradas por el hombre (Grzimek, 1972; Walter, 1975) donde construye nidos con pastos (Harrison y Ehrhart, 1976). En regiones alejadas a cuerpos de agua, *O. palustris* construye túneles donde se forman receptáculos de agua durante la época de lluvias (Walker, 1975).

En México, se conocen ocho especies del género *Oryzomys* (Hall, 1981; Ramírez-Pulido *et. al.*, 1983). Los pocos estudios realizados sobre la distribución del género indican que habita básicamente en zonas tropicales, subtropicales y bosques templados de la región neotropical, siendo los registros más frecuentes en selvas tropicales húmedas (Alvarez, 1977; Hall, 1981). De las especies registradas en México, solamente *O. couesi* se distribuye en ambientes tropicales secos, que corresponden a las selvas tropicales deciduas (López-Forment, *et. al.*, 1971; Núñez, *et. al.*, 1981).

Es importante resaltar que la distribución de *Oryzomys* en México se restringe a la región neotropical. Ninguna especie se distribuye en los habitats semidesérticos o desérticos de la Mesa Central o el norte del país.

En Centroamérica y las Antillas se encuentran 12 especies de *Oryzomys*, de las cuales tres son endémicas. La distribución de la mayoría coincide con las selvas húmedas centroamericanas. McPherson (1985) analizó la distribución de los roedores, incluyendo *Oryzomys*, en Costa Rica. De las 10 especies de ese país, solamente una, *O. couesi* (= *O. palustris* en McPherson, 1985), se ha colectado en selvas tropicales deciduas. Sin embargo, aún dentro de estos habitats, se ha observado con mayor frecuencia cerca de ríos. El resto de las especies se distribuye en selvas tropicales húmedas (McPherson, 1985). Las especies que se distribuyen en las Antillas se restringen a ciertas islas y sólo se conocen por registros cercanos a los ríos (Honacki *et. al.*, 1982).

En Suramérica existen por lo menos 35 especies, de las cuales la mayoría son de distribución exclusivamente suramericana. No obstante que *Oryzomys* se presenta en gran parte de Suramérica, la mayoría de las especies ocurre en uno o dos tipos de habitats, que generalmente corresponden a selvas tropicales húmedas o cerca de ríos, lagos, etc. Sólo 9 especies llegan a ocupar las praderas templadas o zonas semidesérticas, 18 se localizan cerca de cuerpos de agua, y 10 de éstas, en áreas sujetas a inundaciones continuas en la región del Chaco, en Paraguay, y la cuenca del Amazonas (Alho, 1981; Glanz, 1981; Myers, 1981, Myers y Carleton, 1981; O'Connell, 1981; Pearson y Pearson, 1981). Por otro lado, es en Surámerica donde ocurren las únicas especies del género que se distribuyen en habitats semidesérticos o desérticos. A la fecha se han observado *O. subflavus, O. eliurus, O. chacoensis* y *O. longicaudatus*. Sin embargo, estas especies no son exclusivamente de ambientes xerófitos, sino que ocurren también en habitats más húmedos (Apéndice I). Asimismo, un número importante de especies de *Oryzomys* se encuentra en zonas alteradas o en áreas de cultivo (Mares, *et. al.*, 1985). Algunas especies presentan una amplia distribución como *O. longicaudatus*, en tanto otras, como *Oryzomys bauri*, es endémica de las Islas Galápagos (Clark, 1980). Lamentablemente, se desconoce el área de distribución precisa no sólo para el género *Oryzomys*, sino para la mayoría de las especies de mamíferos en Suramérica (Mares, 1981). Por tanto, probablemente gran parte de las especies suramericanas de *Oryzomys* incluídas en este estudio, presenten áreas de distribución más extensas que incluyan a otros tipos de habitats. A medida que se efectúen inventarios mastofaunísticos en regiones aún no investigadas, la información referente a áreas de distribución de especies será más precisa y confiable.

No obstante que existe aún un amplio desconocimiento sobre la distribución de las especies del género *Oryzomys*, este estudio demuestra que la gran mayoría de las especies se encuentra en habitats húmedos, o cerca a cuerpos de agua. Los resultados obtenidos son consistentes con la idea de que el género *Oryzomys* depende fisiológicamente del agua. Investigaciones recientes han demostrado experimentalmente esta dependencia en ciertas especies. Por ejemplo, las especies que habitan lugares áridos o semiáridos tales como *O. eliurus, O. subflavus,* y *O. longicaudatus* muestran una dependencia a beber agua en condiciones de laboratorio. Estos individuos no se pueden mantener vivos exclusivamente con alimento sóli-

do (Mares, 1977*a,b,c,* 1985). Esta dependencia fisiológica con el agua contrasta notablemente con otros grupos de roedores que habitan lugares áridos o semiáridos similares en Norteamérica. Tal es el caso de las especies de la familia Heteromyidae (ratas y ratones de abazones) que muestran una independencia fisiológica significativa con el agua (MacMillen, 1983; Mares, 1983).

La ocurrencia de ciertas especies de *Oryzomys* en lugares áridos se explica debido a que presentan tácticas para sobrevivir bajo estas condiciones. Por ejemplo, *O. eliurus, O. subflaus* y *O. longicaudatus*, que habitan regiones áridas de Brasil y Argentina, se distribuyen en "microhabitats" que conservan humedad aún en la época de sequía, o bien, son comensales en terrenos agrícolas de la región (Mares, 1975*a*; Mares *et. al.*, 1985a,b; Streilein, 1982a,b). Esto permite que los individuos puedan disponer de agua aún en condiciones xérofitas. Aparentemente, aún no se ha presentado una modificación fisiológica en ninguna especie del género que le permita ser independiente del agua. Otros géneros de roedores Suramericanos, sin embargo, muestran adaptaciones fisiológicas para sobrevivir sin agua para beber (*e.g., Calomys, Eligmodontia*) (Koford, 1968; Mares, 1975*b*, 1985). Esto sugiere que no ha existido ninguna restricción filogenética de los roedores Suramericanos a modificar su fisiología renal y sobrevivir sin beber agua constantemente (Schmidt-Nielsen, 1964; Mares *et. al.*, 1985).

Lamentablemente, no existe información ecológica básica en la mayoría de las especies del género. Sin embargo, las pocas especies estudiadas hasta ahora, indican un patrón ecológico similar. Las característias reproductivas, demográficas y los hábitos alimenticios, sugieren que se trata de especies oportunistas (*sensu* MacArthur y Wilson, 1967). Tal es el caso de *O. palustris* (Smith, 1979, 1980), *O. capito* (Fleming, 1970, 1971); *O. alfaroi* (Anderson, 1982; Sánchez-Cordero, manuscrito), y *O. bauri* (Clark, 1980). Estas especies presentan altas tasas de fecundidad, dieta herbívora-omnívora y ciclos de vida cortos. Por tanto, su amplia distribución en zonas tropicales asociadas a cuerpos de agua, y su presencia en zonas agrícolas o alteradas sugieren que la ubicuidad del género *Oryzomys* es, en parte, explicada por dispersión de especies hacia habitats que contienen estas características.

Consideraciones zoogeográficas. Tomando en cuenta la estrecha relación que existe entre *Oryzomys* y los ambientes húmedos en que se distribuyen, podemos avanzar algunas consideraciones zoogeográficas del grupo en conjunción con información sistemática, ecológica y evolutiva. Se ha hipotetizado que dentro de la tribu Sigmodontini (*sensu* Hershkovitz, 1966; ver Simpson, 1945) de cricétidos que invadieron Suramérica en el Plioceno (Mares, 1975*a*, Ferrusquía, 1978), los oryzómidos representan un grupo ancestral que ha conservado caracteres primitivos, particularmente en cariotipos (Gardner y Patton, 1976). Estos autores consideran que los cariotipos de 70-80 cromosomas, representan el estado cariológico primitivo del que se derivaron gran parte de los cricétidos en Suramérica. En particular, dentro del género *Oryzomys*, se propone la hipótesis de que el patrón evolutivo del cariotipo ha sido una reducción en el número de cromosomas (Gardner y Patton, 1976). Lamentablemente no existen aún los datos suficientes para proponer un orígen Norte, Centro o Suramericano del género *Oryzomys*. Sea ha hipotetizado que la tribu Oryzomyini, grupo ancestral del género *Oryzomys*, tuvo su área original de diferenciación en la región que comprende a Venezuela, Colombia y el norte de Ecuador (Reig,

1987). Sea cual fuere su orígen, las especies que actualmente se distribuyen en Norte y Centroamérica aparentemente tuvieron un orígen suramericano. Esta sugerencia se basa en la teoría de la evolución cromosómica para *Oryzomys* (Gardner y Patton, 1976). Las especies que se distribuyen actualmente en Norte y Centroamérica muestran un número reducido de cromosomas en comparación a especies suramericanas consideradas primitivas. Tal es el caso de *O. palustris* (Benson y Gehlbach, 1979); *O. couesi* y *O. fulvescens* (Haiduk *et. al.*, 1979); *O. bombycinus* y *O. capito* (Gardner y Patton, 1976) que presentan un número cromosómico considerablemente menor al primitivo.

Desafortunadamente no existen estudios de cariotipos de especies endémicas de las Antillas para verificar si presentan una reducción en el número de cromosomas, y así apoyar un orígen suramericano. Por otro lado, *O. bauri* presenta una reducción en el número de cromosomas, lo que sugiere también un orígen suramericano (Gardner y Patton, 1976). Si consideramos a aquellas especies con un número alto de cromosomas como las primitivas del género, entonces podemos especular acerca del escenario ecológico en que se desarrolló *Oryzomys*. Se conoce que las especies primitivas bajo un criterio cromosómico, tales como *O. yunganus* y *O. nitidus* se distribuyen exclusivamente en las selvas húmedas del Amazonas. En este sentido podemos suponer que en estos ambientes tropicales húmedos surgieron las primeras especies del género.

Durante el Pleistoceno hubo cambios climáticos significativos que afectaron profundamente la flora y, por ende, la distribución geográfica de los mamíferos en Suramérica (Vanzolini, 1970, 1973; Haffer, 1969; Weber, 1969; Cerqueira, 1981; Reig, 1987). En particular, el Amazonas sufrió cambios climáticos de épocas húmedas que resultaron en la expansión de las selvas húmedas y en épocas secas, que resultaron en la contracción de estas selvas y en la expansión de otros habitats (selvas tropicales deciduas, vegetación xerófita, sabanas, etc.). En este continente, los habitats contiguos a las selvas son las sabanas, las praderas y los desiertos. Esto permitió a *Oryzomys* colonizar nuevos ambientes. Es posible que este escenario de expansión y contracción de habitats propició la fragmentación de especies en áreas más restringidas, lo que provocó una mayor especiación en varios grupos de mamíferos y otros vertebrados (Cerqueira, 1981 y trabajos citados). Aparentemente, esta puede ser la razón de que varias especies de *Oryzomys* se encuentren actualmente en zonas áridas de Paraguay, Perú o los grandes llanos argentinos llegando hasta la Patagonia. Hacia el norte y durante el Pleistoceno medio y superior, *Oryzomys* fue ocupando las Antillas y los bosques tropicales Norteamericanos. Posiblemente, por encontrarse los bosques templados adyacentes a los tropicales en Mesoamérica y debido también a que durante esa época las fases glaciares hicieron que en la mayor parte de la región el clima templado-húmedo fuera dominante, con amplia distribución de los bosques templados (Valadez, 1983), *Oryzomys* se distribuyó también en bosques templados, donde los cambios estacionales actuaron quizá como un equivalente a las alteraciones ecológicas de la cuenca del Amazonas. El límite de expansión fue posiblemente, las regiones áridas de América del Norte (Fig. 1).

Es importante mencionar que la especiación del género *Oryzomys* ha sido significativamente más exitosa en Suramérica que en Norteamérica. Esto se evidencía al comparar el número de especies representadas en ambas partes del continente. En

Norteamérica, sólo se encuentran ocho especies, en tanto que en Suramérica existen por lo menos 40, y a medida que se profundice la investigación sistemática del género en Suramérica, probablemente el número de especies aumente considerablemente (Myers y Carleton, 1981). Una explicación de esta notable diferencia se basa en las condiciones climáticas que caracterizaron a Norteamérica. Como se menciona anteriormente, probablemente las regiones áridas representaron barreras que impidieron una expansión en las rutas de dispersión del género en Norteamérica. Quizá las especies que invadieron a Norteamérica presentaron características eco-fisiológicas propias de habitats húmedos que restringieron su acceso a regiones semiáridas o áridas. Una hipótesis alternativa, aunque no mutuamente excluyente, es que la presencia de otros grupos de roedores propios de Norteamérica, ocupó "nichos ecológicos" disponibles obstaculizando competitivamente a especies del género *Oryzomys* a dispersarse a nuevos habitats. Por ejemplo, el grupo de los Neotomine-Peromyscine contienen géneros ampliamente distribuídos en Norteamérica (*e. g., Peromyscus, Reithrodontomys, Baiomys, Neotoma*, etc.) que constituyen el grupo de roedores más diversos en Norteamérica y Centroamérica (Carleton, 1980). Por tanto, las especies del género *Oryzomys* que se dispersaron a Norteamérica tuvieron que interactuar, probablemente en competencia, con un grupo de roedores muy exitoso, evitando la colonización a nuevos tipos de ambientes. En Suramérica, por otro lado, aquellas especies de *Oryzomys* que se dispersaron a nuevos ambientes, aparentemente no tuvieron una interacción con taxa que ocuparan estos habitats. Este escenario de "nichos ecológicos vacíos" permitió la exitosa dispersión de especies a ocupar nuevos habitats, propiciando con esto una amplia especiación del género en Suramérica (Hershkovitz, 1971, 1972).

Es evidente la necesidad de incrementar el número de estudios sobre el género *Oryzomys* para verificar si la distribución del género es determinada por aspectos ecofisiológicos (dependencia al agua) en especies, particularmente suramericanas. En este sentido, experimentos que contemplen la resistencia a una restricción de dieta sólida bajo condiciones de laboratorio, se enfocarían hacia una hipótesis ecofisiológica. Por otro lado, estudios que contemplen aspectos de interacción competitiva —particularmente con otras especies de cricétidos en Norteamérica- abordaría la importancia de la competencia en explicar la distribución del género. Ambos enfoques representarían avances al entendimiento de la zoogeografía de este importante y diverso grupo de roedores.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la ayuda prestada a M. Canela en la elaboración de este trabajo. B. Villa-Ramírez, J. L. Patton, O. Flores y O. Sánchez-Herrera leyeron críticamente el manuscrito y aportaron valiosas sugerencias. Asimismo, damos las gracias a R. Murillo por la elaboración del material gráfico.

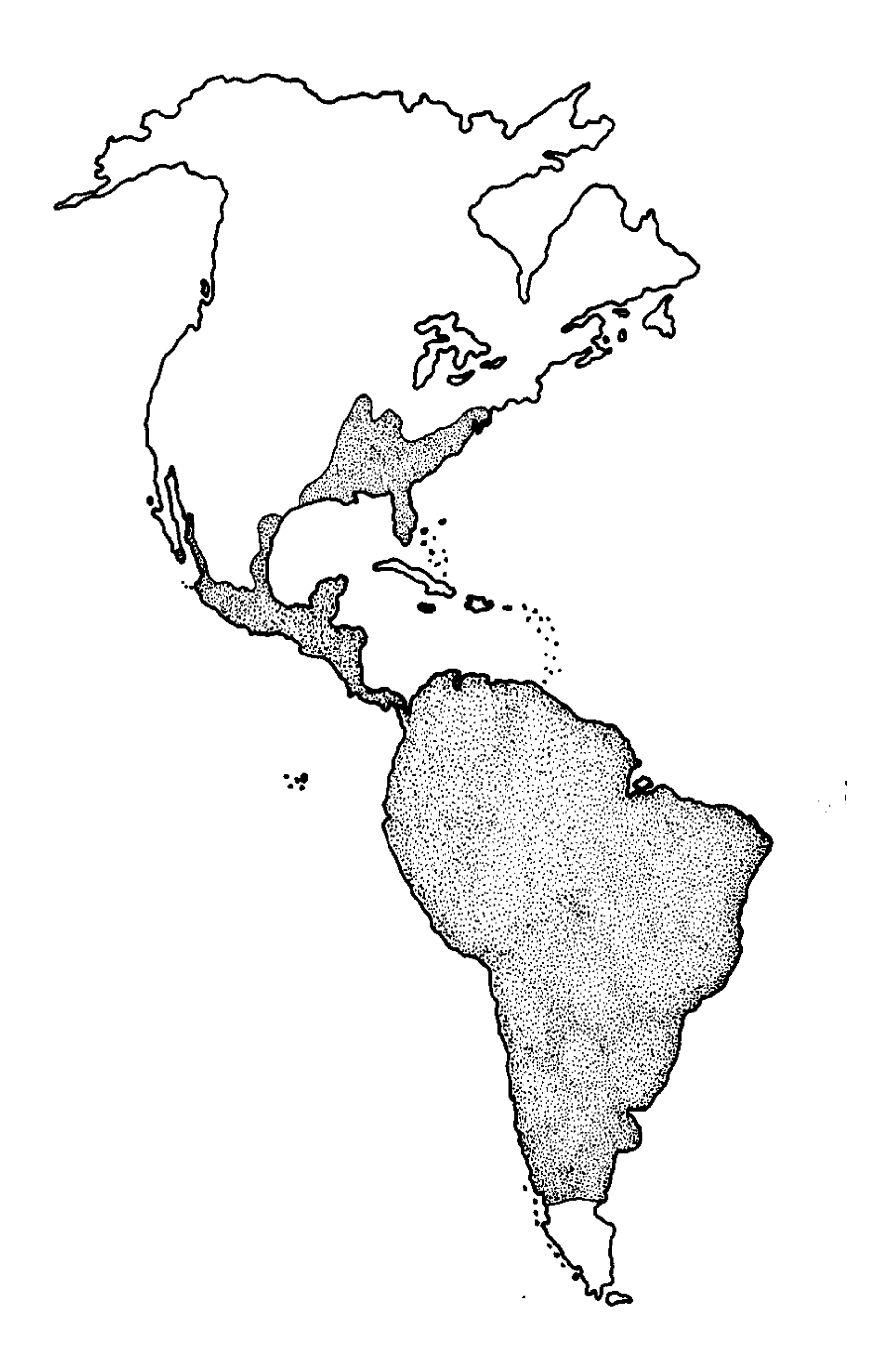


Figura 1. Distribución hipotética del género *Oryzomys* en el Continente Americano.

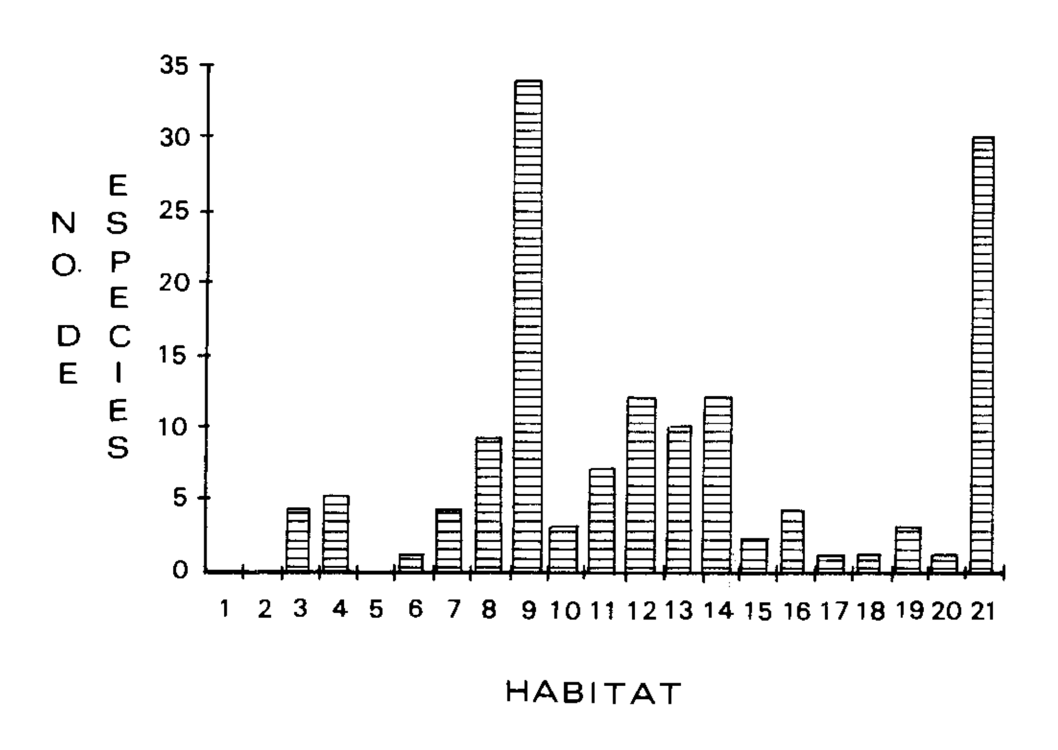


Figura 2. Frecuencia de la presencia de las especies en habitats representativos dentro del área de distribución de *Oryzomys* en el Continente Americano. Los números que se refieren al tipo de habitat se indican en el apéndice I.

LITERATURA CITADA

ALHO, C. 1981. Brazilian rodents: their habitat and habits. *En: Mammalian Biology in South America*. Pp. 143-166. M. Mares y H. Genoways (eds.). Vol. 6 *Special Publication Series Pymatuning Laboratory of Ecology*. University of Pittsburg. Penn., USA.

ALVAREZ DEL TORO, M. 1977. *Los Mamíferos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chiapas.* 76 pp.

ANDERSON, S. A. 1982. Population ecology of Costa Rican Rodents. Ph. D. Dissertation Univ. South. Calif. 322 p.

BENSON, D. L., y F. R. GEHLBACH. 1979. Ecological and taxonomic notes on the rice rat, *Oryzomys couesi in* Texas, USA. J. Mamm. 60(1): 225-228.

CARLETON, M. D. 1980. Phylogenetic relationships in Neotomine-Peromyscine rodents (Muroidae) and a reappraisal of the dichotomy within the New World Cricetinae. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. No. 157.*

CERQUEIRA, R. 1981. South America Landscapes and their Mammals. *En: Mammalian Biology in South America*. Pp. 63-76. M. Mares y H. Genoways (eds.). Vol. 6. *Special Publication Series Pymatuning Laboratory of Ecology*. University of Pittsburgh. Penn., USA.

CLARK, D. B. 1980. Population ecology of an endemic neotropical island rodent, *Oryzomys bauri* of Santa Fe island Galapagos, Ecuador. *J. Anim. Ecol.* 49: 185-198.

FLEMING, T. H. 1970. Comparative biology of two temperate-tropical rodent counterparts. *Amer. Midl. Nat.* 83:462-471.

———, 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. *Misc. Publ. Mus. Univ. Mich. No. 143.*

GARDNER, A. y J. PATTON. 1976. Karyotipic variation in Oryzomine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetinae complex. *Occas. Pap. Mus. Zool. Lousiana State Univ.* 49:1-48.

GLANZ, W. 1981. Adaptive zones of Neotropical Mammals. A comparison of some temperate and tropiccal patterns. *En: Mammalian Biology in South America*. pp. 95-110. M. Mares y H. Genoways (eds.). Vol. 6. *Special Publication Series Pymatuning Laboratory of Ecology*. University of Pittsburgh. Penn., USA.

GRZIMEK, B. 1972. *Animal Life Encyclopedia*. Vol. *11:*302-303. Van Nostrand Reinhold Company, N.Y.

HAIDUK, M. W., J. W. BICKHAM y D. J. SCHMIDLY. 1979. Karyotypes of 6 species of *Oryzomys* from Mexico and Central America *J. Mamm. 60:* 610-615.

HALL, R. 1981. *The Mammals of North America*, Vol. *II*: 553-571. Ronald Press, N. Y.

HARRISON, M. H., y L. M. EHRHART. 1979. Nest building bahavior of the rice rat *Oryzomys palustris natator* from Merritt Island Brevard County, Florida. *Flor. Scien.* 39: (Suppl.).

HERSHKOVITZ, P. 1976. Mice, land bridges and Latin America faunal interchange. *En: Ectoparasites of Panama*. pp 725-751. R. Wetzel and V. J. Tripton (eds.) *Field. Mus. Nat. Hist. Chicago,* Ill. USA.

———, 1971. A new rice rat of the *Oryzomys palustris* group, Muridae:Cricetinae from nothwestern Colombia with remarks on distribution *J. Mamm. 52:* 700-709.

———, 1972. The recent mammals of the neotropical region: a zoogeographical and eccological review. *En: Evolution, Mammals and Southern Continents*. pp. 311-431. A East, F. Erk y B. Blass (eds.). *State Univ. New York Press.* Albany, N. Y.

FERRUSQUIA, I. 1978. Distribution of Cenozoic vetebrate fauna in Middle America and problems of migration between North and South America: Conexiones terrestres entre Norte y Suramérica. *Bol. 101. Inst. Geol.* UNAM.

HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.

HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life Zone Ecology. *Trop. Sci. Cent.* San José, Costa Rica. Rev. ed. 1-125 pp.

HONACKI, J. H., K. E. KINMAN y J. W. KOEPLL. 1982. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference.* Allen Press and The Assoc. of Systematic Collections. Lawrence, KS, USA. 694 pp.

KOFORD C. B. 1968. Peruvian desert mice: water independence, competition and breeding cycle near the equator. *Science* 160: 552-553.

LOPEZ-FORMENT, W., B. VILLA-RAMIREZ, y C. SANCHEZ-H. 1971. Mamíferos de la región de Chamela. *An. Inst. Biol. UNAM, Ser. Zool.* 42(1): 99-106.

MACARTHUR, R. H., y E. O. WILSON. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press. 203 pp.

MACMILLEN, R. E. 1983 Adaptive phisiology of heteromyid rodents. *En: Biology of Desert Rodents*. pp. 65-76. O. J. Reichman y J. Brown (eds.). *Great Basin Memoirs No. 7*. Brigham Yong Univ. USA.

MARES, M. A. 1977a. Water independencie in a non-desert South American rodent. *J. Mamm*. 58:653-656.

———, 1975a. South American mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proc. Nat. Sci. USA. 72:1702-1706.*

———, *1975b*. Observations of Argentine desert rodent ecology, with emphasis on water relations of *Eligmodontia typus. En: Rodents in Desert Environments*. pp. 155-175. I. Prakash y P. K. Gosh (eds.). W. Junk, The Hague, N. L.

———, 1977b. Water economy and salt balance in a South American desert rodent, *Eligmodontia typus. Comp. Biochem. Physiol*. 56A, 325-332.

———, 1977c. Aspects of the water balance of *Oryzomys longicaudatus* from northwest Argentina. *Comp. Biochem. Physiol*. 57:237-238.

———, 1981. The scope of South American mammalian biology: perspectives of a decade of research. *En. Mammalian Biology in South America*. Pp. 1-27. Vol. 6. M. Mares y H. Genoways (eds.). *Special Publication Series. Pymatuning Laboratory Ecology*, University of Pittsburgh. Penn. USA.

———, 1983. Desert rodent adaptation and community structure. *En: Biology of Desert Rodents*. Pp. 30-43. J. O. Reichman y J. Brown (eds.). *Great Basin Memoirs No. 7*. Brigham Young Univ. USA.

———, 1985. Mammal faunas of xeric habitats and the Great American Interchange. *En: The Great American Interchange*. pp. 489-520. F. G. Stehli and S. D. Webb (eds.). Plenum Publ. Corp.

MARES, M. J. MORELLO and G. GOLDSTEIN. 1985. The Monte Desert and other subtropical semiarid biomes of Argentina with comments on their relation th North American arid areas. *En: Hotr Desert adn Arid Shublands*. pp. 203-237. M. Evenari *et. al*. (eds.). Elsevier Science Publ., Amsterdam.

MCPHERSON, A. 1985. A biogeographical analysis of factors influencing the distribution of Costa Rica rodents. *Brenesia* 23: 97-273.

MYERS, P. 1981. Origins and Affinities of the mammal fauna of Paraguay. *En: Mammalian* Biology in South America. Pp. 85-94. Vol. 6. *Special Publication Series Pymatuning Laboratory of Ecology*, University of Pittsburgh, Penn. USA.

MYERS, P., and D. CARLETON. 1981. The species of *Oryzomys* in Paraguay and the identity of Azara's *"Rat sixieme ou Rat a Tarse Noir". Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. No*. 161.

NUÑEZ, M., C. SANCHEZ-H, y C. CHAVEZ, T., 1981. Mamíferos de la región del Tuito, Jalisco. *An. Inst. Biol. UNAM, Ser. Zool*. 51(1): 647-667.

O'CONNEL, M. 1981. Population biology of North and South America grassland rodents. *En: Mammalian Biology in South Amreica*. Pp. 167-186. M. Mares y H. Genoways (eds.). Vol. 6. *Special Publication Series Pymatuning Laboratory of Ecology*, University of Pittsburgh. Penn. USA.

PEARSON, O. P., y A. K. PERSON. 1981. Ecology and Bioegeography of the southern rainforest of Argentina. *En: Mammalian Biology in South America*. Pp. 129-142. M. Mares y H. Genoways (eds.). Vol. 6. *Special Public. Series Pymatuning Laboratory of Ecology*, University of. Pittsburgh. Penn. USA.

RAMIREZ-PULIDO, J., R. LOPEZ-WILCHIS y L. MUDESPACHER. 1983. *Los Mamíferos de México*. Universidad Autónoma Metropolitana. 363 pp.

RZEDOWSKI, J. 1982. *La Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 320 pp.

SCHMIDT-NIELSEN. 1964. *Desert Animals. Physiological Problems of Heat and Water*. Oxford. Claredon Press. 277 pp.

SMITH, A. T. 1979. Population structure of Everglades rodents: responses to a patchy environment. *J. Mammal*. 60:778-794.

———, 1980. Lack of interspecific interactions of Everglades rodents on two spatial scales. *Acta Theriol*. 25:61-70.

SIMPSON, G. 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist*. 85: 1-350.

STREILEIN, K. E. 1982*a*. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. I. Climate annd faunal composition. *Anals of the Carnegie Mus*. 51:79-107.

———, 1982b, Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. III. Reproductive biology and population ecology. *Anals of the Carnegie Mus*. 51:251-269.

VALADEZ, R. 1983. Paleoecología de la Cuenca de México durante el Pleistoceno superior. *Tesis Prof. Fac. Ciencias,* UNAM.

VANZOLINI, P. E. 1970. Zoologia sistemática, geografía e a origem das espécies. *Instituto de Geografia da Universidad de São Paulo, Serie Teses e Monografias,* 3:1056.

———, 1973. Paleoclimates, relief and species multiplication in equatorial forest. *En: Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review.* B. Meggers, E. Ayasu y W. D. Duckworth (eds.). Smithsonian Inst. Press. Wash. D. C. USA. 350 pp.

WALKER, R. 1975. *Mammals of the World* Vol. II: 759. The John Hipkins Univ. Press, Baltimore, USA.

WEBER, 1969. Zur natürlichen Vegetationsgliederung von Südamerika. *En: Biogeography and ecology in South America.* Pp. 475-518. E. f. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schawabe and H. Soili (eds.). Dr. W. Junk N Publ. The Hague. Vol. 2.

Apéndice I. Ocurrencia de algunas especies del género *Oryzomys* en diferentes tipos de habitats o tipos de vegetación.

ESPECIE	HABITAT	ESPECIE	HABITAT
O. palustris	3,4,9,11,12,21	*O. oniscus*	12,14,21
O. couesi	3,4,7,8,9	*O. capito*	9,10,21
O. melanotis	4,7,8,9	*O. maconelli*	9,10,13,21
O. alfaroi	3,4,7,8,9,21	*O. delicatus*	11,21
O. talamancae	9	*O. bicolor*	9,12,14,21
O. tectus	8,9	*O. concolor*	9,10,11,12,13,14,21
O. fulvescens	3,4,7,8,9	*O. mattogrossae*	13,14
O. caliginosus	8,9,21	*O. bauri*	18
O. fulgens	3,21	*O. utiaritensis*	13
O. azuerensis	8,21	*O. buccinatus*	9,12,13,14
O. gatunensis	9,21	*O. waurini*	11,16
O. bombycinus	9,21	*O. intermedius*	14
O aphrastus	9	*O. nigripes*	9,12,13,14,21
O. devius	9	*O. chacoensis*	11,12,14,16,21
O. endersi	9,21	*O. fornesi*	9,11,12,13,14,16,21
O. trabeatus	9,21	*O. ratticeps*	12,14,15,19,21
O. peninsulae	8,21	*O. longicaudatus*	9,12,13,17,18,19,20,21
O. nelsoni	8	*O. superans*	9,21
O. cozumelae	9,21	*O. flavescens*	19
O. antillarum	9,21	*O. pirrensis*	9
O. victus	9,21	*O. lamia*	12
O. laticeps	12	*O. eliurus*	6,11,12,13,15,16,21
O. subflavus	6,12,13,14	*O. phaeopus*	9
O. simplex	9,21	*O. chaparensis*	19,21
O. nitidus	9,14,21	*O. legatus*	9,14
O. tenuipes	9,12	*O. munchiquensis*	9
O. microtis	9.21		

Clave: 1 = tundra; 2 = taiga; 3 = bosque templado caducifolio; 4 = bosque templado perennifolio; 5 = pradera; 6 = matorral xerófito; 7 = bosque espinoso; 8 = selva tropical caducifolia; 9 = selva tropical perennifolia; 10 = cuenca del Amazonas; 11 = sabana inundada; 12 = sabana; 13 = bosque tropical semideciduo; 14 = bosque subtropical; 15 = bosque de altura mesofítico; 16 = bosque xerófito; 17 = pradera de montaña; 18 = desierto; 19 = praderas del sur; 20 = bosque de coníferas; 21 = habitat localizados cerca de cuerpos de agua (lagos, ríos, etc.).